LES RÉGIMES ALIMENTAIRES DES MICROARTHROPODES DU SOL EN RELATION AVEC LA DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE.

PAR

Jorge Paulo CANCELA DA FONSECA (1) et Nicole POINSOT-BALAGUER (2).

Une revue détaillée des travaux réalisés sur le comportement alimentaire des Microarthropodes (Collemboles et Acariens Oribates) amène un certain nombre de données que l'on peut considérer comme utilisables dans la perspective d'une compréhension des mécanismes de la décomposition de la matière organique.

Les Microarthropodes peuvent être considérés dans leur ensemble comme panphytophages, si l'on donne à ce terme une signification *sensu lato*. En effet, une même espèce peut au cours de son développement et selon son environnement changer de régime alimentaire. Toutes les expériences tendent à prouver que, dans des nourritures variées, la faune du sol trouve ce qui est nécessaire à sa survie et à son développement. Il semble y avoir, chez les Microarthropodes, une spécificité trophique vis-à-vis de la matière organique et de la microflore comparable à celle qui existe entre les phytophages et les plantes hôtes. Les substances nécessaires à la pédofaune n'existeraient qu'à certains stades de la décomposition de la matière organique, ce qui expliquerait les successions fauniques différentes selon l'environnement. Si les Microarthropodes jouent un rôle minime dans le métabolisme du sol en regard de celui joué par les microorganismes (bactéries, champignons), ils sont importants dans la fragmentation des substances constitutives de la matière organique et sont certainement indispensables, indirectement, comme régulateurs des processus écosystémiques.

Les mécanismes régulateurs ne peuvent se comprendre que par une étude des rapports trophiques. Ceux-ci, appréciés d'abord de façon globale, doivent maintenant être envisagés sous l'angle de la spécificité Microarthropodes-composants de la matière organique.

Feeding habits of the soil Microarthropods in relation to the organic matter decomposition.

A detailed review of the work done on the feeding behaviour of the Microarthropods (Collembola and Oribatid Mites) brings a certain number of data which can be used in view of a better knowledge of the mechanisms of the organic matter decomposition.

The Microarthropods can be regarded altogether as panphytophages, if this term is taken in its *sensu lato*. As a matter of fact, one same

Travail réalisé dans le cadre de l'ATP. CNRS. INRA. MEV/ASP. PIREN : « Matières organiques dans les sols : Etude des transformations de la matière organique par divers organismes vivants : mécanismes et conséquences ».

species can change its feeding behaviour during its development and according to its environment. All the experiences tend to prove that the soil fauna find which is necessary to its survival and development in a variety of foods. It seems that the Microarthropods have a trophic specificity towards the organic matter and the microflora, specificity similar to that existing between the phytophages and their host plants. The substances which the soil fauna need would exist only at certains states of the organic matter decomposition which could explain the faunal successions according to the environmental conditions. If the Microarthropods' role on the soil metabolism is much less than the one of the microorganisms (Bacteria, Fungi), they are important on the litter fragmentation and they are, indirectly, certainly essential as regulators of the ecosystem processes.

The regulation mechanisms cannot be understood but by the study of the trophic relationships. Those studied before on a global basis, must be looked upon now under the angle of the specificity Microarthropods-organic matter components.

Introduction.

Classiquement on attribue à la faune édaphique trois rôles principaux : la fragmentation de la litière, le contrôle de la croissance des Microorganismes et la dispersion de ceux-ci, ce qui aboutit à une transformation biologique et biochimique plus ou moins rapide de la litière dont le résultat est la formation de l'humus.

Les deux premiers rôles impliquent des rapports de caractère trophique entre la faune et la microflore.

Depuis BORNEBUSCH (1930), un grand nombre de chercheurs se sont intéressés aux rapports trophiques de la faune édaphique et, par ce biais, ils ont essayé de mieux comprendre le rôle de cette faune dans la décomposition de la matière organique (litière). Parmi les ouvrages généraux qui font une mise au point de nos connaissances sur ce sujet nous pouvons citer : KÜHNELT, 1960, 1961 ; KEVAN, 1962 ; BACHELIER, 1963 ; MÜLLER, 1965 ; BURGES et RAW, 1967 ; WALLWORK, 1970 ; DICKINSON et PUGH, 1974 ; BACHELIER, 1978.

Il est évidemment intéressant de suivre le mode d'intervention de la faune dès que les feuilles mortes atteignent le sol, de savoir quelle est la succession des groupes d'organismes et quel est le rôle effectif de chacun. Tâche particulièrement ardue quand on connaît la complexité du fonctionnement du compartiment « sol », avec ses interrelations multiples abiotiques et biotiques (roche mère, climat, végétation, etc.) que l'on peut considérer sous l'angle de la coévolution de la faune par rapport aux microorganismes et des microorganismes par rapport à l'environnement.

On se trouve donc dans l'obligation, soit de considérer chaque groupe d'organismes séparément, et à partir d'un certain nombre de données essayer d'avoir un aperçu global du rôle de tous les organismes dans les processus de décomposition, soit d'avoir la démarche inverse qui

consiste à ne prendre en compte que les résultantes de l'action combinée des divers organismes et d'essayer de préciser *a posteriori* le rôle de chacun.

De même, il faut faire un choix obligatoirement subjectif d'un type de milieu, — type de litière, par exemple —, et sélectionner un certain nombre d'organismes végétaux ou animaux. A partir des observations faites, on effectue des généralisations qui tentent de schématiser le fonctionnement de certains systèmes écologiques (écosystèmes) sans en expliquer les mécanismes.

Dans les pages qui suivent nous nous intéressons plus spécialement aux Microarthropodes (principalement Collemboles et Acariens Oribates). On sait, en effet, que ceux-ci sont présents dans tous les sols avec des densités et des biomasses très différentes selon les milieux étudiés, en général plus abondants dans les sols forestiers que dans les sols prairiaux (WALLWORK, 1970 ; BACHELIER, 1978).

Quel est donc le rôle exact de ces Microarthropodes sur la vitesse de disparition des litières ? Sur la fragmentation ? Sur l'humification ? Quels sont les rapports spécifiques entre les organismes végétaux et animaux ?

Notre propos n'est pas de faire une étude exhaustive du rôle de chaque groupe dans les processus de décomposition, mais d'essayer de dégager les points importants en vue d'aller plus loin dans l'étude des mécanismes.

Les organismes édaphiques et leurs rapports trophiques.

MANGENOT écrivait en 1980 : « Les animaux sont les partenaires des décomposeurs dans les chaînes trophiques et on ne peut pas comprendre l'évolution des litières sans les prendre en considération ». Et, selon ADDISON et PARKINSON (1978) : « une bonne connaissance de la biologie alimentaire des Microarthropodes est nécessaire avant toute approche de leur rôle dans la décomposition de la litière ».

Les Microarthropodes sont donc tributaires de la Microflore édaphique. De quelle façon ? Dans quelle mesure ?

Différentes expériences ont montré qu'en général les Microarthropodes du sol ne mangent la matière végétale morte qu'après l'intervention des décomposeurs, de la Microflore (cf. HARDING et STUTTARD, 1974). En effet, on sait que de nombreux saprophages ne peuvent se nourrir de tissus végétaux morts si ceux-ci sont stérilisés, leur recolonisation étant dépendante de la réinoculation de ces tissus par des microorganismes (COLEMAN et MACFADYEN, 1966 ; BACHELIER, 1978).

D'autre part, les expériences de KURCHEVA (1960) et de CROSSLEY et WITKAMP (1964), bien que contestées, semblent montrer que la suppression de l'activité des invertébrés du sol va ralentir la décomposition microbienne : de 3 à 6 fois selon KURCHEVA, d'environ 20 % selon CROSSLEY et WITKAMP. La vitesse de décomposition de la litière serait ainsi influencée par les Microarthropodes comme NAGLITISCH (1965) semble le démontrer pour les Acariens et le Collembole *Folsomia fimetaria* : leur activité accélère les diverses fonctions bactériennes du sol et favorise

donc aussi bien les processus d'humification que ceux de déshumification. Par contre GOURBIÈRE (1981) a montré que, apparemment, la cinétique de la décomposition des aiguilles de sapin (*Abies alba*) peut être seulement réglée par les pourritures blanches et non par la faune du sol.

Le comportement alimentaire de cette faune a été l'objet de très nombreuses observations et expériences, basées essentiellement sur l'étude des contenus stomacaux. Elles montrent de façon globale que ces animaux se nourrissent surtout d'hyphes et spores de Champignons, de Bactéries, de débris végétaux en voie de décomposition et moins souvent de pollen (voir entre autres : FORSSLUND, 1938 ; SCHUSTER, 1956 ; CHRISTIANSEN, 1964 ; HALE, 1967, WALLWORK, 1967, 1970 ; PETERSEN, 1971 ; HARDING et STUTTARD, 1974 ; ARPIN *et al.*, 1980). Ces auteurs, entre autres (par exemple BÖDVARSSON, 1970), rapportent le fait que les Collemboles et les Oribates sont considérés comme des mangeurs non spécialisés, mais il est de plus en plus évident qu'une certaine spécialisation existe (MIGNOLET, 1972 ; HARDING et STUTTARD, 1974 ; LEBRUN, 1979 ; USHER *et al.*, 1982).

Il est rare que les Microarthropodes du sol s'attaquent aux végétaux supérieurs et utilisent la matière végétale fraîche (PACLT, 1966 ; LUXTON, 1972), bien que cela puisse s'observer chez quelques espèces (CHRISTIANSEN, 1974 ; WALLWORK, 1967 ; ANDERSON, 1978).

La litière fraîche est aussi rarement attaquée par les Microarthropodes, en particulier les Oribates (PANDE et BERTHET, 1973 ; HARDING et STUTTARD, 1974). Un certain degré de décomposition semble nécessaire pour que ceux-ci jouent un rôle dans la disparition de la litière (cf. MIGNOLET, 1972 ; HARDING et STUTTARD, 1974).

Des expériences sur les préférences alimentaires de deux espèces de Collemboles Isotomides, *Isotoma viridis* et *Isotoma notabilis*, en présence d'aiguilles de pin pignon (*Pinus pinea*), montrent que les deux espèces sont incapables d'attaquer les aiguilles entières, qu'elles soient vertes ou provenant de litière fraîche ou plus ancienne (POINSOT-BALAGUER, 1982). Par contre, elles sont capables de manger le parenchyme des aiguilles fendues ou de la litière fraîche en poudre ; on reconnaît bien les fibres végétales dans leurs fèces.

Toutefois, si les différents types de litière cités sont attaqués par les Champignons, les deux espèces préfèrent ceux-ci au parenchyme, et en particulier les spores et les hyphes d'*Alternaria* sp. ; l'autre espèce, le *Cladosporium* sp., étant moins prisée (pas de spores dans les fèces des deux Isotomides). Dans cette même étude, 50 % de la faune totale des Oribates consomme de larges quantités d'aiguilles de pin décomposées.

Il apparaît donc que les Collemboles édaphiques peuvent s'attaquer, le cas échéant, à la matière végétale fraîche, mais il reste à prouver qu'ils peuvent se développer sur une telle nourriture. La présence de fibres de parenchyme dans les fèces ne prouve rien.

Il en va de même pour la présence d'hyphes ou de spores dans les contenus stomacaux ou les fèces : ils peuvent être ingérés accidentellement (BHATTACHARYYA, 1962 ; MIGNOLET, 1971). Ceci est particulièrement

vrai quand les différences entre les contenus stomacaux de différentes espèces cohabitant sur les mêmes substrats sont pratiquement nulles, comme cela a été observé pour certains Collemboles et Oribates (McMILLAN et HEALEY, 1971 ; ANDERSON et HEALEY, 1972 ; McMILLAN, 1975 ; ANDERSON, 1975). La technique de l'observation des contenus stomacaux et des fèces doit être donc utilisée avec beaucoup de précautions.

Ainsi :

a) soit des éléments peuvent être ingérés et passer à travers le tube digestif des Microarthropodes sans être endommagés, c'est le cas de beaucoup de spores et d'hyphes de Champignons, de Bactéries et d'Algues (SCHUSTER, 1966 ; POOLE, 1969 ; BHATTACHARYYA, 1962 ; SINGH, 1969 b ; SHEREEF, 1971 ; REISINGER, 1972 ; PHERSON et BEATTIE, 1979 ; VANNIER, 1979) ;

b) soit, en tenant compte du principe de l'exclusion compétitive, ils sont utilisés différentiellement par les espèces, grâce à différents complexes enzymatiques (ANDERSON et HEALEY, 1972 ; KILBERTUS et VANNIER, 1978 ; VANNIER, 1979), complexes enzymatiques pour le moment imparfaitement connus.

Le principe de l'exclusion compétitive et la différenciation conséquente des niches écologiques sont à l'origine d'une recherche plus approfondie de la spécificité trophique des Microarthropodes.

En élevage, la spécificité trophique au sens large est plus ou moins démontrée pour quelques espèces (cf. : BHATTACHARYYA, 1962 ; HARTENSTEIN, 1962 ; TÖRNE, 1964 ; FARAHAT, 1966 ; KNIGHT et ANGEL, 1967 ; SINGH, 1969 a ; MIGNOLET, 1971 ; SHEREEF, 1971 ; PETERSEN, 1971 ; LUXTON, 1972 ; SAICHUAE *et al.*, 1972 ; McMILLAN, 1976 ; MITCHELL et PARKINSON, 1976 ; STEFANIAK et SENICZAK, 1976 ; VISSER et WHITTAKER, 1977 ; ADDISON et PARKINSON, 1978, STAMOU *et al.*, 1982). C'est le cas par exemple du Collembole *Onychiurus subtenuis* (VISSER et WHITTAKER, 1977) et des Oribates *Euzetes globulus* et *Damaeus onustus* (MIGNOLET, 1971). Leurs préférences vont au *Cladosporium cladosporioides* et au *Cladosporium herbarum* pour les deux premières espèces et au *Cladosporium cladosporioides* pour la dernière. D'autre part, le *Cladosporium herbarum* est aussi un bon substrat alimentaire pour le Collembole *Tomocerus minor* (KILBERTUS et VANNIER, 1981). La spécificité ainsi démontrée est plutôt une spécificité globale qu'une spécificité au sens strict. D'autres Champignons sont également préférés par les deux espèces d'Oribates citées, tels *Phoma herbarum* et *Mortierella romanniana* (MIGNOLET, 1971). Il est ainsi difficile de tirer des conclusions positives de ces expériences. En plus, il est difficile d'extrapoler les résultats obtenus en laboratoire aux observations de terrain (McMILLAN, 1976), d'autant plus que la plupart des expériences de nutrition sont faites à partir de cultures pures de Microorganismes sur des milieux standards, conditions assez différentes de celles de la nature ; des milieux de culture plus proches des conditions nutritives naturelles sont à développer (USHER *et al.*, 1982).

Dans cette optique, KIFFER et CANCELA DA FONSECA (1971) ont réalisé en 1969 une expérience où le substrat était un sol forestier sur lequel les auteurs ont placé un papier filtre de cellulose pure. Les Champignons cellulolytiques du sol étaient ainsi piégés et les Microarthropodes présents se sont développés en même temps que les Champignons. Ces auteurs ont pu, de cette façon, mettre en évidence, à la fois directement et indirectement, les rapports trophiques entre l'Oribate *Oppiella nova* et les Champignons cellulolytiques, en particulier *Oidiodendron echinulatum* (CANCELA DA FONSECA et KIFFER, 1969 ; KIFFER et CANCELA DA FONSECA, 1971 ; CANCELA DA FONSECA *et al.*, 1979). Comme pour les espèces de Microarthropodes citées auparavant, *Cladosporium cladosporioides* est une nourriture de choix pour *Oppiella nova* (HARTENSTEIN, 1962), mais dans aucune des listes de Microorganismes utilisés dans les études des préférences alimentaires d'Oribates (HARTENSTEIN, 1962 ; MIGNOLET, 1971 ; LUXTON, 1972 ; SAICHUAE *et al.*, 1972 ; MITCHELL et PARKINSON, 1976 ; STEFANIAK et SENICZAK, 1976, 1981 ; ...) on trouve des espèces cellulolytiques aussi importantes que *Oidiodendron echinulatum, Oidiodendron rhodogenum, Chrysosporium pannorum* et *Cordana pauciseptata* (KIFFER et CANCELA DA FONSECA, 1971).

Comme on peut le voir, la question concernant la dimension trophique des niches écologiques des Microarthropodes du sol est loin d'avoir une réponse satisfaisante. Au fur et à mesure de la décomposition de la litière et de ses transformations biochimiques, on constate une succession de Microorganismes décomposeurs, aussi bien dans sa composition spécifique que dans sa diversité (HAYES, 1965 ; SAITO, 1966 ; JENSEN, 1974 ; MILLAR, 1974 ; SATCHELL, 1974 ; VISSER et PARKINSON, 1975 ; SWIFT, 1976 ; MANGENOT, 1980 ; MANGENOT et TOUTAIN, 1980). Donc, les contenus stomacaux des Microarthropodes changent dans le temps et dans l'espace (USHER *et al.*, 1982), ce qui a été d'ailleurs observé chez les Collemboles et les Acariens (ANDERSON, 1973, 1975 ; HÅGVAR et KJØNDAL, 1981).

La quantité et la qualité de la litière va avoir aussi une influence sur l'abondance relative et la dynamique des populations des différentes espèces présentes, à la fois de la Microflore et des Microarthropodes. C'est ainsi que JEUNIAUX et MOREAU-COLLINET (1975) ont observé que dans les chênaies à charmes et à noisetiers, les feuilles de charmes déterminaient l'abondance des Oribates *Brachychthonius berlesei* et *Oribella paoli*, alors que les feuilles de noisetier favorisaient l'Oribate *Achipteria coleoptrata*. De même, l'Oribate *Steganacarus magnus* préfère le frêne au bouleau (MURPHY, 1967), ou le noisetier, le châtaignier et le charme au chêne et au hêtre (BERTHET, 1964 ; CANCELA DA FONSECA, 1975).

BOOTH et ANDERSON (1979) décrivent une expérience non seulement de préférence alimentaire mais aussi d'enrichissement de la nourriture, les Champignons, en azote. Le Collembole *Folsomia candida* a été élevé sur deux espèces de Champignons, *Hypholoma fasciculare* et *Coriolus versicolor*, dont la concentration en azote du milieu de culture était de 2, 20, 200 et 2 000 p.p.m., sous forme d'asparagine. Les préférences alimentaires de cette espèce vont non seulement à *Hypholoma fasciculare*,

mais sa dynamique, traduite par le nombre d'œufs pondus par individu par semaine, s'accélère avec la teneur en azote (dans les deux Champignons) jusqu'à 200 p.p.m., pour diminuer fortement à 2 000 p.p.m. Cette diminution est-elle l'effet de produits d'excrétion des Champignons ou l'effet de la concentration élevée d'asparagine ?

Ceci pose la question des produits toxiques, inhibiteurs ou attractifs existant dans le milieu, dans la nourriture, dont les métabolites secondaires (cf. : HARDING et STUTTARD, 1974 ; PUGH, 1974 ; MANGENOT et TOUTAIN, 1980). Ainsi certaines espèces de Champignons empêchent la reproduction du Collembole *Hypogastrura tullbergi* (peut-être à cause de toxines émises par les Champignons), tandis que d'autres la favorisent (MILLS et SINHA, 1971). Pour que la reproduction et le développement de l'Oribate *Achipteria coleoptrata* se poursuivent dans les meilleures conditions, il faut qu'aux débris végétaux (dans lesquels le développement de l'Oribate est lent et sa mortalité élevée) soit ajoutée une Algue bleue, *Protococcus viridis* (dans laquelle le développement est normal) (STEFANIAK et SENICZAK, 1976). Dans le cas d'une espèce voisine, *Achipteria holomonensis,* il faut ajouter en plus de la méthionine (STAMOU *et al.,* 1982).

Le fait est que la relation entre la composition chimique des aliments (litière, Microorganismes, ...) et la sélection de la nourriture par les animaux du sol, dont les Microarthropodes, est largement inconnue (cf. : MCMILLAN, 1976 ; MANGENOT, 1980 ; USHER *et al.,* 1982). On connaît le matériel ingéré, le matériel excrété ; on connaît mal le matériel assimilé par les Microarthropodes (WALLWORK, 1970). D'ailleurs, on connaît encore mal, dans le détail, l'évolution chimique de la décomposition de la litière (cf. : JENSEN, 1974 ; MILLAR, 1974 ; MANGENOT, 1980 ; MANGENOT et TOUTAIN, 1980).

On a donc essayé de mieux connaître la capacité de digestion des Microarthropodes par rapport à certains composants de la nourriture, en étudiant le complexe enzymatique des espèces (NIELSEN, 1962). Ainsi, le Collembole *Folsomia candida* décompose la cellulose, mais le taux et l'intensité de la décomposition sont déterminés en partie par des influences microbiennes (TÖRNE, 1966).

De son côté, ZINKLER (1969, 1971, 1972) a montré que certaines espèces d'Oribates et de Collemboles avaient la possibilité d'hydrolyser certains sucres et a observé des différences spécifiques. De cette façon, les Oribates *Phthiracarus piger, Nothrus silvestris* et *Eupelops plicatus* hydrolysent principalement et respectivement le cellobiose, le maltose et le cellobiose, et le maltose, et les Collemboles *Tomocerus flavescens* et *Onychiurus subuliginatus* hydrolysent de façon dominante respectivement le saccharose et le maltose, et le saccharose (ZINKLER, 1971).

On peut citer encore comme exemple le Collembole *Tetrodontophora bielanensis* qui, par ses lipases, participe à la décomposition des composés lipidiques de la litière (KOLEDIN *et al.,* 1981). Les lipases agissent plus spécialement sur la litière non décomposée ou partiellement dégradée.

Toutes ces observations tendent à montrer quelles sont les substances que les espèces peuvent digérer et aussi celles que les espèces ne peuvent

assimiler. Ce dernier point est aussi important que le premier. DINSDALE (1974 a) n'a trouvé aucune activité cellulasique ou cellulolytique au niveau du tube digestif des Oribates Phthiracarides, d'où l'hypothèse qu'ils se trouvent dans l'impossibilité de digérer le tréhalose. Ceci pourrait indiquer que ces Oribates ne mangent pas de Champignons ou qu'ils possèdent des symbiontes qui faciliteraient leur digestion (DINSDALE, 1974 b).

En fonction du type d'enzymes présents dans le tube digestif, LUXTON (1972, 1979) divise les Oribates en trois groupes : les macrophytophages qui possèdent des cellulases mais pas de tréhalases (par exemple, *Steganacarus magnus, Steganacarus spinosus*) ; les microphytophages qui possèdent des tréhalases mais pas de cellulases (par exemple, *Belba corynopus, Damaeus clavipes, Hypochthonius rufulus*) ; et les panphytophages (les plus nombreux) qui possèdent ou non les deux enzymes (par exemple, *Achipteria coleoptrata, Adoristes ovatus, Xenillus tegeocranus, Ceratozetes gracilis, Nothrus palustris, Nothrus silvestris*).

Ces listes d'enzymes sont-elles suffisantes pour définir et comprendre la spécificité trophique des Microarthropodes ? Nous ne le croyons pas.

En 1972, LUXTON pensait que si certains Oribates pouvaient digérer les polysaccharides des plantes, et de ce fait être considérés comme des décomposeurs primaires, la majorité pouvait être surtout considérée comme des décomposeurs secondaires, car ils rendraient les débris végétaux plus accessibles aux décomposeurs primaires, essentiellement la Microflore.

Cependant, en ce qui concerne les Microarthropodes, cette hypothèse ne semble pas pouvoir être acceptée sans restrictions, principalement si on tient compte du fait de la grande stabilité de leurs boulettes fécales, c'est-à-dire du blocage de l'évolution de la matière organique qui les constitue (cf. : GROSSBARD, 1968 ; PANDE et BERTHET, 1973 ; TOUTAIN, 1981) ; ces boulettes fécales, dans beaucoup de sols, constituent l'essentiel de la couche humifère (cf. TOUTAIN, 1981).

Le problème enzymatique reste donc entier, le rôle des possibles symbiontes étant pratiquement inconnu (ENGELMANN, 1961 ; WOODRING, 1963 ; DINSDALE, 1974 b).

Par ailleurs, l'étude des budgets énergétiques montre que si la contribution des Microarthropodes au métabolisme total de la matière organique est très faible (ENGELMANN, 1961 ; BERTHET, 1963, 1967 ; HEALEY, 1967 a, 1967 b ; WEBB, 1969 ; PANDE et BERTHET, 1973 ; ANDERSON, 1975 ; LUXTON, 1975, 1979 ; ADDISON et PARKINSON, 1978), en ce qui concerne les Oribates la production est en excès par rapport à la respiration. Ceci signifierait que le premier rôle de ces organismes serait leur contribution à la régulation du flux des éléments nutritifs, en raison de l'immobilisation de ces éléments dans leurs tissus pour de longues périodes (LUXTON, 1979).

Plutôt que le rôle de catalyseurs (MACFADYEN, 1961), c'est ce rôle de régulateurs des processus intervenant dans le cycle des éléments biogènes et dans la concentration de ces éléments qu'on attribue actuellement aux Microarthropodes du sol (CROSSLEY, 1977 a, 1977 b ; LEBRUN,

1979), à la suite des idées émises par CHEW (1974). Les Microarthropodes, ainsi que la Microflore du sol, agiraient de cette façon comme des réservoirs d'éléments nutritifs pour les plantes : sodium, potassium, calcium, phosphore, ... et encore silicium, aluminium, ... (REICHLE, 1971 ; TODD *et al.*, 1973, 1974 ; GIST et CROSSLEY, 1975 ; CROMACK *et al.*, 1975, 1977 ; CROSSLEY, 1977 a ; JEANSON et POINSOT-BALAGUER, 1979, cit. in JEANSON, 1981 ; KIFFER, comm. pers.).

Néanmoins, pour que ce rôle soit pleinement joué, il faut de toute façon que les animaux trouvent dans la nature ce qui est indispensable à leur survie, ce qui implique de leur part un choix au niveau biochimique.

Les différents travaux sur les préférences alimentaires des Microarthropodes semblent le suggérer, bien qu'indirectement. On sait, par exemple, que les plantes exercent une influence différentielle sur le développement et la multiplication des amibes du sol par les excrétions de leurs racines et la Microflore de leur rhizosphère (GELTZER, 1963). De même, on commence à bien connaître la nature des interactions insectes phytophages et leur environnement biochimique, ainsi que leur spécificité trophique vis-à-vis de certains métabolites secondaires (FRAENKEL, 1969 ; WEINBERG, 1971 ; HARBORNE, 1978).

Le nombre de substances chimiques ingérées avec la nourriture est assez important. Parmi ces produits, des substances xénobiotiques. Les animaux développent des mécanismes enzymatiques capables de les métaboliser et de les éliminer de leur corps (« métabolisme xénobiotique ») (MILLBURN, 1978). Par contre, les substances nécessaires à la survie de l'espèce sont assimilées. Chez les phytophages on sait que la croissance et la reproduction sont influencées par la qualité et la quantité des amino-acides contenus dans les feuilles (BERNAYS et CHAPMAN, 1978 ; MCNEIL et SOUTHWOOD, 1978).

La coévolution reconnue entre la biochimie des animaux phytophages et des plantes est transposable à celle des animaux et des Microorganismes du sol. Elle est plus complexe, car les Microorganismes peuvent être eux-mêmes plus ou moins spécifiques par rapport à certaines substances d'origine végétale. Beaucoup de recherches restent à faire sur ce sujet.

Conclusion.

Comme cela a été dit dans l'Introduction, on attribue classiquement à la faune édaphique trois rôles principaux : la fragmentation de la litière, le contrôle de la croissance des Microorganismes et la dispersion de ceux-ci.

Les deux premiers impliquent plus ou moins des rapports de caractère trophique entre la faune et les Microorganismes.

En ce qui concerne la fragmentation, elle n'est provoquée que par quelques espèces. Pour la réaliser, il faut que la décomposition de la matière organique morte soit amorcée par l'action des Microorganismes. Les animaux ingèrent ainsi de la matière végétale ayant subi déjà quelques transformations chimiques et les Microorganismes qui les ont produites.

Les mécanismes biochimiques sous-jacents sont inconnus. Quelles sont donc les substances qui déclenchent l'attaque de la faune ? Les substances microbiennes ? Les substances dues au métabolisme microbien ? Les substances d'origine végétale transformées ?

Une consommation plus directe des Microorganismes par la faune se vérifie dans le deuxième cas. Cependant, il n'est pas complètement démontré qu'il y a contrôle de leur croissance (HARDING et STUTTARD, 1974).

Ce qui est certain, c'est, d'une part, qu'une même espèce peut se nourrir de différents Microorganismes, et d'autre part, qu'un grand nombre d'espèces animales édaphiques sont difficilement élevées en laboratoire (HARDING et STUTTARD, 1974). Parfois elles se maintiennent vivantes sur certains Microorganismes sans atteindre l'âge adulte ou sans se reproduire (STAMOU *et al.*, 1982).

Les recherches développées jusqu'à présent dans le domaine des rapports trophiques directs peuvent se résumer comme suit :

1) Préférences alimentaires en élevage ;

2) Description des contenus du tube digestif (microscopie optique, microscopie électronique à transmission et à balayage) ;

3) Description des contenus des boulettes fécales ;

4) Etude du complexe enzymatique.

Par la méthode descriptive on a essayé aussi de définir le type de nourriture à partir du complexe enzymatique des animaux, et de définir l'utilisation de la même nourriture par différentes espèces animales (parois des hyphes, contenu des hyphes, etc.). Si par ces procédés on peut connaître relativement bien le matériel ingéré et le matériel excrété, cela n'est pas le cas pour le matériel assimilé.

La microflore intestinale de ces animaux est assez mal connue, ainsi que les cas possibles de symbiose.

A notre avis, le point important à développer dans ce domaine, aussi bien dans le cas des rapports trophiques des Microorganismes que dans le cas des rapports trophiques de la faune, dont les Microarthropodes, est la recherche de leur spécificité trophique. C'est-à-dire quelles sont les substances spécifiques (attractives, répulsives, métabolites secondaires, etc.) présentes dans la nourriture (un ou plusieurs substrats, une ou plusieurs espèces) nécessaires au développement d'une espèce déterminée. Cette spécificité trophique (espèce polyphage par rapport à la nourriture ingérée, monophage par rapport à une substance-clé) est connue depuis au moins une vingtaine d'années chez les insectes phytophages.

En relation avec cela il y a tous les aspects du chimiotactisme et du comportement microbien et faunistique.

La dispersion des Microorganismes par la faune édaphique est le troisième volet des rapports classiques faune-microflore. Il ne pose aucun problème particulier, mis à part si on se demande si les spores de certaines espèces germent plus facilement après avoir traversé le tractus intestinal.

La tendance actuelle en Ecologie du sol est de considérer les animaux édaphiques comme des régulateurs des processus de dégradation de la matière organique, régulateurs intervenant à la fois dans le cycle des éléments chimiques biogènes et dans la concentration de ces éléments (CROSSLEY, 1977 a).

A la succession des transformations chimiques qui ont lieu au cours de la décomposition de la matière organique et de la formation de l'humus, correspond une succession de Microflore et de faune (Microarthropodes), lesquelles vont utiliser ou provoquer l'apparition de composants chimiques particuliers.

Cette hypothèse, étayée par quelques observations et expériences, est celle qui, à notre avis, place le mieux la faune dans le contexte microbiologique et pédobiologique. La place de la faune dans la nature ne peut pas être dissociée du phénomène de la décomposition. Les rapports trophiques sont ainsi intégrés dans une succession de phénomènes. Isolés, ils n'ont qu'un intérêt relativement limité. Il faut les regarder dans un contexte de coévolution.

La matière organique originale a une composition chimique déterminée qui va être modifiée par l'attaque des premiers décomposeurs, les Microorganismes (Champignons, Bactéries, ...). Ces Microorganismes peuvent être plus ou moins spécifiques par rapport à certaines substances d'origine végétale. La matière transformée et/ou les Microorganismes sont par la suite d'une part re-attaqués par d'autres Microorganismes, et d'autre part ingérés par les animaux. De nouveau, les spécificités trophiques vont sélectionner les espèces animales présentes. La matière organique subit dans le tractus intestinal de nouvelles transformations sous l'action du complexe enzymatique animal ou de symbiontes spécifiques (?). Les boulettes fécales excrétées ont elles-mêmes une composition chimique qui leur est propre. Ces boulettes forment dans certains sols la presque totalité de la couche humifère. On y observe souvent un blocage de l'évolution de la matière organique. Quel est le devenir de ces boulettes ? Quels sont les Microorganismes qui vont intervenir dans leur dégradation ? Parallèlement, certains éléments minéraux (Ca, Na, K, ...), différents suivant les espèces de Microorganismes ou les espèces animales, vont être concentrés au long de la chaîne : litière → microorganismes → faune → boulettes fécales → sol.

Nous croyons que la succession indiquée dans le schéma I est le point de départ pour l'étude des interactions Microflore - Microarthropodes, en ayant recours aux techniques biochimiques.

Le problème est donc un problème de coévolution. Comment et pourquoi cette coévolution ?

Schéma I

(« sol » correspond ici aux éléments nutritifs)

(1) C.N.R.S. et Université Paris 7, « Analyse des Systèmes Ecologiques, Ecologie du Sol », Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, Route de la Tour Dénecourt, F-77300 Fontainebleau.

(2) C.N.R.S. et Université de Provence, GRECO. 43, Laboratoire d'Ecologie Terrestre, Centre de Saint-Jérome, Rue Henri Poincaré, F-13397 Marseille Cedex 13.

BIBLIOGRAPHIE.

ADDISON, J. A. and PARKINSON, D. (1978). — Influence of collembolan feeding activities on soil metabolism at a arctic site. *Oikos*, **30**, 529-538.

ANDERSON, J. M. (1973). — The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus silvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. *Oecologia*, **12**, 251-288.

ANDERSON, J. M. (1975). — Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.*, **44**, 475-495.

ANDERSON, J. M. (1978). — Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. *J. Anim. Ecol.*, **47**, 787-803.

ANDERSON, J. M. and HEALEY, I. N. (1972). — Seasonal and interspecific variations in major components of the gut contents of some woodland Collembola. *J. Anim. Ecol.*, **41**, 359-368.

ARPIN, P., KILBERTUS, G., PONGE, J. F. et VANNIER, G. (1980). — Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. *In* P. Pesson, ed., *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 87-150.

BACHELIER, G. (1963). — *La vie animale dans les sols*. O.R.S.T.O.M., Paris, 279 p.

BACHELIER, G. (1978). — *La faune des sols. Son écologie et son action*. O.R.S.T.O.M., Paris, 391 p.

BERNAYS, E. A. and CHAPMAN, R. F. (1978). — Plant chemistry and acridoid feeding behaviour. *In* J. B. Harborne, ed., *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Academic Press, London, 99-141.

BERTHET, P. (1963). — Mesure de la consommation d'oxygène des Oribatides (Acariens) de la litière des forêts. *In* J. Doeksen and J. van der Drift, eds., *Soil organisms*. North-Holland, Amsterdam, 18-31.

BERTHET, P. (1964). — L'activité des Oribatides (Acari : Oribatei) d'une chênaie. *Mem. Inst. roy. Sc. nat. Belg.*, **152**, 1-152.

BERTHET, P. (1967). — The metabolic activity of Oribatid mites in different forest floors. *In* K. Petrusewicz, ed., *Secondary productivity of terrestrial ecosystems. (Principles and methods), vol. II*. Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa and Kraków, 709-725.

BHATTACHARYYA, S. K. (1962). — Laboratory studies on the feeding habits and life cycles of soil-inhabiting mites. *Pedobiologia*, **1**, 291-298.

BÖDVARSSON, H. (1970). — Alimentary studies of seven common soil-inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Entomol. Scand.*, **1**, 74-80.

BOOTH, R. G. and ANDERSON, J. M. (1979). — The influence of fungal food quality on the growth and fecundity of *Folsomia candida* (Collembola : Isotomidae). *Oecologia*, **38**, 317-323.

BORNEBUSCH, C. H. (1930). — The fauna of forest soil. *Forst. ForstVaes. Danm.*, **11**, 1-224.

BURGES, A. and RAW, F. (1967). — *Soil biology*. Academic Press, London, 532 p.

CANCELA DA FONSECA, J. P. (1975). — Notes oribatologiques. *Acarologia*, **17**, 320-330.

CANCELA DA FONSECA, J. P. et KIFFER, E. (1969). — A propos des rapports entre certaines espèces d'Acariens Oribates et certaines espèces de champignons existant dans un même sol. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **269**, 386-389.

CANCELA DA FONSECA, J. P., KIFFER, E. et POINSOT-BALAGUER, N. (1979). — Sur les rapports entre Microarthropodes et Micromycètes d'un sol forestier. II. — Quelques observations sur les Acariens Gamasides (non Uropodes) et les Collemboles. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **16**, 181-194.

CHEW, R. M. (1974). — Consumers as regulators of ecosystems : an alternative to energetics. *Ohio J. Sci.*, **74**, 359-370.

CHRISTANSEN, K. (1964). — Bionomics of Collembola. *Annu. Rev. Entomol.*, **9**, 147-178.

COLEMAN, D. C. and MACFADYEN, A. (1966). — The recolonization of gamma-irradiated soil by small arthropods. A preliminary study. *Oikos*, **17**, 62-70.

CROMACK, K., SOLLINS, P., TODD, R. L., CROSSLEY, D. A., FENDER, W. M., FOGEL, R. and TODD, A. W. (1977). — Soil Microorganisms-Arthropod interactions : Fungi as a major calcium and sodium sources. *In* W. J. Mattson, ed., *The role of arthropods in forest ecosystems*. Springer, New York, 78-84.

CROMACK, K., TODD, R. L. and MONK, C. D. (1975). — Patterns of basidiomycete nutrient accumulation in conifer and deciduous forest litter. *Soil Biol. Biochem.*, **7**, 1-4.

CROSSLEY, D. A. (1977a). — Oribatid mites and nutrient cycling. *In* D. L. Dindal, ed., *Biology of oribatid mites*. SUNY, Syracuse, NY, 71-85.

CROSSLEY, D. A. (1977b). — The role of terrestrial saprophagous arthropods in forest soils : current status of concepts. *In* W. J. Mattson, ed., *The role of arthropods in forest ecosystems*. Springer, New York, 49-66.

CROSSLEY, D. A. and WITKAMP, M. (1964). — Forest soil mites and mineral cycling. *Acarologia* (*C. R. 1^er^ Congr. intern. Acarologie*), fasc. h.s., 137-145.

DICKINSON, C. H. and PUGH, G. J. F., Eds. (1974). — *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London, 775 p. (2 vols).

DINSDALE, D. (1974a). — Feeding activity of a Phthiracarid mite. *J. Zool., Lond.*, **174**, 15-21.

DINSDALE, D. (1974b). — The digestive activity of a Phthiracarid mite mesenteron. *J. Insect Physiol.*, **20**, 2247-2260.

ENGELMANN, M. D. (1961). — The role of soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, **31**, 221-238.

FARAHAT, A. Z. (1966). — Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. *Pedobiologia*, **6**, 197-218.

FORSSLUND, K. H. (1938). — Bidrag till kännedomen om djurlivets i marken inverkan på markomvandlingen. I. Om några hornkvalsters (Oribatiders) näving. *Meddn. St. SkogsförsAnst.*, **31**, 87-107.

FRAENKEL, G. S. (1959). — The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, **129**, 1466-1470.

GELTZER, J. G. (1963). — On the behaviour of soil amoeba in the rhizosphere of plants. *Pedobiologia*, **2**, 249-251.

GIST, C. S. and CROSSLEY, D. A. (1975). — The litter arthropod community in a Southerh Appalachian hardwood forest : numbers, biomass and mineral element content. *Amer. Midl. Natur.*, **93**, 107-122.

GOURBIERE, F. (1981). — *Vie et décomposition des aiguilles de sapin* (*Abies alba Mill.*). *Etude des microflores fongiques associées*. Thèse Docteur ès-Sciences, Université Claude Bernard, Lyon I, 157 p.

GROSSBARD, E. (1968). — *In* Discussion : The environment of soil Bacteria. *In* T. R. G. Gray and D. Parkinson, eds., *The ecology of soil Bacteria*. Liverpool University Press, Liverpool, 92-93.

HÅGVAR, S. and KJØNDAL, B. R. (1981). — Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia*, **22**, 385-408.

HALE, W. G. (1967). — Collembola. *In* A. Burges and F. Raw, eds., *Soil biology*. Academic Press, London, 397-411.

HARBORNE, J. B., ed. (1978). — *Biochemical aspects of plant and animal coevolution.* Academic Press, London, 435 p.

HARDING, D. J. L. and STUTTARD, R. A. (1974). — Microarthropods. *In* C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, eds., *Biology of plant litter decomposition.* Academic Press, London, 489-532.

HARTENSTEIN, R. (1962). — Soil Oribatei. I. Feeding specificity among forest soil Oribatei (Acarina). *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **55**, 202-205.

HAYES, A. J. (1965). — Studies on the decomposition of coniferous leaf litter. II. Changes in external features and succession of microfungi. *J. Soil Sci.*, **16**, 242-257.

HEALEY, I. N. (1967a). — The energy flow through a population of soil Collembola. *In* K. Petrusewicz, ed., *Secondary productivity of terrestrial ecosystems. (Principles and methods), vol. II.* Panstwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa and Kraków, 695-708.

HEALEY, I. N. (1967b). — The population metabolism of *Onychiurus procampatus* Gisin (Collembola). *In* O. Graff and J. E. Satchell, eds., *Progress in soil biology.* Vieweg, Braunschweig and North-Holland, Amsterdam, 127-137.

JEANSON, C. (1981). — Structuration du sol par la faune terricole : incidences sur les concentrations organo-minérales. *In* CNRS, ed., *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés.* C.N.R.S., Paris, 113-123.

JEANSON, C. et (POINSOT-)BALAGUER, N. (1979). — Structuration du sol par la faune et cycles biogéochimiques : contribution du Collembole *Isotoma notabilis.* Analyse élémentaire du contenu digestif. (Cit. in Jeanson, 1981, à paraître).

JENSEN, V. (1974). — Decomposition of angiosperm tree leaf litter. *In* C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, eds., *Biology of plant litter decomposition.* Academic Press, London, 69-104.

JEUNIAUX, C. et MOREAU-COLLINET, C. (1975). — Etude expérimentale de l'influence de la composition de la litière sur les édaphocénoses de deux types de chênaies. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12**, 91-99.

KEVAN, D. K. McE. (1962). — *Soil animals.* Witherby, London, 237 p.

KIFFER, E. et CANCELA DA FONSECA, J. P. (1971). — Sur les rapports entre Microarthropodes et Micromycètes d'un sol forestier. *Zbl. Bakteriol.*, **126**, 510-520.

KILBERTUS, G. et VANNIER, G. (1978). — Etude des relations microfaune-microflore du sol en prenant comme exemple quatre espèces d'insectes Collemboles. *C. R. Congr. nation. Soc. Savantes*, **3**, 63-75.

KILBERTUS, G. et VANNIER, G. (1981). — Relations microflore-microfaune dans la grotte de Sainte-Catherine (Pyrénées ariégeoises). II. — Le régime alimentaire de *Tomocerus minor* (Lubbock) et *Tomocerus problematicus* Cassagnau (Insectes Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **18**, 319-338

KNIGHT, C. B. and ANGEL, R. A. (1967). — A preliminary study of the dietary requirements of *Tomocerus* (Collembola). *Amer. Midl. Natur.*, **77**, 510-517.

KOLEDIN, D., RIBARAC-STEPIC, N. and STANKOVIC, J. (1981). — Participation of *Tetrodontophora bielanensis* (Collembola, Insecta) in decomposition of forest lipid compounds. *Pedobiologia*, **22**, 71-76.

KÜNHELT, W. (1960). — *Bodenbiologie.* Herold, Wien, 368 p.

KÜNHELT, W. (1961). — *Soil biology.* Faber and Faber, London, 397 p.

KURCHEVA, G. F. (1960). — Role of invertebrates in the decomposition of oak litter. *Pochvovedenie*, **4**, 16-23.

LEBRUN, Ph. (1979). — Soil mite community diversity. *Recent Advances in Acarology*, **1**, 603-613.

LUXTON, M. (1972). — Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia*, **12**, 434-463.

LUXTON, M. (1975). — Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. II. Biomass, calorimetry, and respirometry. *Pedobiologia*, **15**, 161-200.

LUXTON, M. (1979). — Food and energy processing by Oribatid mites. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **16**, 103-111.

MACFADYEN, A. (1961). — Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. appl. Biol.*, **49**, 215-218.

MANGENOT, F. (1980). — Les litières forestières : signification écologique et pédologique. *Rev. forest. franç.*, **32**, 339-355.

MANGENOT, F. et TOUTAIN, F. (1980). — Les litières. *In* P. Pesson, ed., *Actualités d'écologie forestière*. Gauthier-Villars, Paris, 3-59

MCMILLAN, J. H. (1975). — Interspecific and seasonal analyses of the gut contents of three Collembola (Family Onychiuridae). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12**, 449-457.

MCMILLAN, J. H. (1976). — Laboratory observations on the food preference of *Onychiurus armatus* (Tullb.) Gisin (Collembola, Family Onychiuridae). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **13**, 353-364.

MCMILLAN, J. H. and HEALEY, I. N. (1971). — A quantitative technique for the analysis of the gut contents of Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8, 295-300.

MCNEILL, S. and SOUTHWOOD, T. R. E. (1978). — The role of nitrogen in the development of Insect/Plant relationships. *In* J. B. Harborne, ed., *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Academic Press, London, 77-98.

MIGNOLET, R. (1971). — Etude des relations entre la flore fongique et quelques espèces d'oribates (Acari). *C. R. IV^e Colloq. intern. Faune du sol*, 155-164. (I.N.R.A., Paris).

MIGNOLET, R. (1972). — Etat actuel des connaissances sur les relations entre la microfaune et la microflore édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **9**, 655-670.

MILLAR, G. S. (1974). — Decomposition of coniferous leaf litter. *In* C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, eds., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London, 105-128.

MILLBURN, P. (1978). — Biotransformation of xenobiotics by animals. *In* J. B. Harborne, ed., *Biochemical aspects of plant and animal coevolution*. Academic Press, London, 35-73.

MILLS, J. T. and SINHA, R. N. (1971). — Interactions between a springtail, *Hypogastrura tullbergi* and soil-borne fungi. *J. econ. Entomol.*, **64**, 398-401.

MITCHELL, M. J. and PARKINSON, D. (1976). — Fungal feeding of Oribatid mites (Acari : Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. *Ecology*, **57**, 302-312.

MÜLLER, G. (1966). — *Bodenbiologie*. Gustav Fischer, Jena, 889 p.

MURPHY, P. W. (1957). — Soil fauna investigations. *Rep. Forest Res.*, 91-94.

NAGLITISCH, F. (1965). — Methodische Untersuchungen über den Einfluss von Bodenarthropoden auf die Humifizierung organischer Substanzen. *Pedobiologia*, **5**, 50-64.

NIELSEN, C. O. (1962). — Carbohydrases in soil and litter invertebrates. *Oikos*, **13**, 200-215.

PACLT, J. (1966). — *Biologie der primär flugellosen Insekten*. Gustav Fischer, Jena, 258 p.

PANDE, Y. D. and BERTHET, P. (1973). — Studies on food and feeding habits of soil Oribatei in a black pine plantation. *Oecologia*, **12**, 413-426.

PETERSEN, H. (1971). — Collembolernes ernaeringsbiologi og dennes økologiske betydning. *Entomol. Medd.*, **39**, 97-118.

PHERSON, D. A. and BEATTIE, A. J. (1979). — Fungal loads of invertebrates in beech leaf litter. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **16**, 325-335.

POINSOT-BALAGUER, N. (1982). — Contribution à l'étude des relations trophiques microarthropodes - matière organique : interactions collemboles - litière de pin. *Ecol. med.*, 8, 4, 1-10.

POOLE, T. B. (1969). — Studies on the food of Collembola in a douglas fir plantation. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **132**, 71-82.

PUGH, G. J. F. (1974). — Terrestrial fungi. *In* C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, eds., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London, 303-336.

REICHLE, D. (1971). — Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates. *In* P. Duvigneaud, ed., *Productivity of forest ecosystems*. UNESCO, Paris, 465-477.

REISINGER, O. (1972). — *Contribution à l'étude ultrastructurale de l'appareil sporifère chez quelques Hyphomycètes à paroi mélanisé*. Thèse Docteur ès-Sciences, Université Nancy I, 192 p.

SAICHUAE, P., GERSON, U. and HENIS, Y. (1972). — Observations on the feeding and life history of the mite *Nothrus biciliatus* (Koch). *Soil Biol. Biochem.*, 4, 155-164.

SAITO, T. (1966). — Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecol. Rev.*, **16**, 245-254.

SATCHELL, J. E. (1974). — Introduction : Litter. — Interface of Animate/Inanimate matter. *In* C. H. Dickinson and G. J. F. Pugh, eds., *Biology of plant litter decomposition*. Academic Press, London, xiii-xliv.

SCHUSTER, R. (1956). — Der Anteil der Oribatidien an den Zersetzungsvorgängen im Boden. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **45**, 1-33.

SHEREEF, G. M. (1971). — Observation on the feeding, reproduction and faeces obtained from Oribatids fed on different species of *Penicillium* and *Aspergillus*. *C. R. IV^e Colloq. intern. Faune du sol*, 165-176 (I.N.R.A., Paris).

SINGH, S. B. (1969a). — Preliminary observations on the food preferences of certain Collembola (Insecta). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **4**, 461-467.

SINGH, S. B. (1969b). — Studies on the gut contants of a suctorial Collembole, *Friesea mirabilis* (Tullberg) (Insecta). *Entomologist*, **102**, 180-184.

STAMOU, G. P., KATTOULAS, M., CANCELA DA FONSECA, J. P. and MARGARIS, N. S. (1982). — Observations on the biology and ecology of *Achipteria holomonensis* (Acarina Oribatida). *Pedobiologia*, **23**, 53-58.

STEFANIAK, O. and SENICZAK, S. (1976). — The microflora of the alimentary canal of *Achipteria coleoptrata* (Acarina, Oribatei). *Pedobiologia*, **16**, 185-194.

STEFANIAK, O. and SENICZAK, S. (1981). — The effect of fungal diet on the development of *Oppia nitens* (Acari, Oribatei) and on the microflore of its alimentary tract. *Pedobiologia*, **21**, 202-216.

SWIFT, M. J. (1976). — Species diversity and the structure of microbial communities in terrestrial habitats. *In* J. M. Anderson and A. Macfadyen, eds., *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Blackwell, Oxford, 185-222.

TODD, R. L., CROMACK. K. and STORMER, J. C. (1973). — Chemical exploration of the microhabitat by electron probe microanalysis of decomposer organisms. *Nature, Lond.*, **243**, 544-546.

TODD, R. L., CROSSLEY, D. A. and STORMER, J. C. (1974). — Chemical composition of microarthropods by electron microprobe analysis ; a preliminary report. *32nd Ann. Proc. Electron Microscopy Soc. Amer.*, 2 p.

TÖRNE, E. von (1964). — Versuche zur Charakterisierung organischer Substanzan mit Hilfe von Mikroben- und Tierkulturen. *C. R. VIII^e Congr. intern. Sci. Sol*, **3**, 617-625.

TÖRNE, E. von (1966). — Uber den Verlauf der Zelluloserotte unter biotisch verschiedenen Versuchsbedingungen. *Pedobiologia*, **6**, 226-237.

TOUTAIN, F. (1981). — Les humus forestiers. Structures et modes de fonctionnement. *Rev. forest. franç.*, **33**, 449-477.

USHER, M. B., BOOTH, R. G. and SPARKES, K. E. (1982). — A review of progress in understanding the organization of communities of soil arthropods. *Pedobiologia*, **23**, 126-144.

VANNIER, G. (1979). — Relations trophiques entre la microfaune et la microflore du sol ; aspects qualitatifs et quantitatifs. *Boll. Zool.*, **46**, 343-361.

VISSER, S. and PARKINSON, D. (1975). — Fungal succession on aspen poplar leaf litter. *Canad. J. Bot.*, **53**, 1640-1651.

VISSER, S. and WHITTAKER, J. B. (1977). — Feeding preferences for certain litter fungi by *Onychiurus subtenuis* (Collembola). *Oikos*, **29**, 320-325.

WALLWORK, J. A. (1967). — Acari. *In* A. Burges and F. Raw, eds., *Soil biology*. Academic Press, London, 363-395.

WALLWORK, J. A. (1970). — *Ecology of soil animals*. McGraw-Hill, New York, 283 p.

WEBB, N. R. (1969). — Population metabolism of *Nothrus silvestris* Nicolet (Acari). *Oikos*, **20**, 294-299.

WEINBERG, E. D. (1971). — Secondary metabolism : raison d'être. *Perspectives in Biology and Medicine*, 565-577.

WOODRING, J. P. (1963). — The nutrition and biology of saprophytic Sarcoptiformes. *In* J. A. Naegele, ed., *Advances in Acarology, vol. I.* Comstock, Ithaca, NY., 89-111.

ZINKLER, D. (1969). — Vergleischende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen von Collembolen (Apterygota). *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.*, (1968), 640-644.

ZINKLER, D. (1971). — Carbohydrasen streubewohnender Collembolen und Oribatidien. *C. R. IV^e Colloq. intern. Faune du sol*, 329-334. (I.N.R.A., Paris).

ZINKLER, D. (1972). — Vergleischende Untersuchungen zum Wirkungsspektrum der Carbohydrasen laubstreubewohnender Oribatiden. *Verhandl. Dtsch. Zool. Ges.*, 1972, 149-153.